

Evolutionvorgänge bei pleistozänen Kleinsäugetern¹

Von D. JÁNOSSY

Eingang des Ms. 3. 2. 1964

Obzwar der Gedanke der Evolution ursprünglich von rezenten Organismen extrapoliert wurde, — und diese Methode wird noch heute im Kreise der Zoologen vielfach angewendet — haben in dieser Hinsicht die paläontologischen Dokumente hauptsächlich bei Säugetieren eine besondere Beweiskraft. Die Funde pleistozäner Säuger sind besonders bedeutungsvoll, da die Entstehung einer Reihe heutiger Arten eben in dieser Zeitspanne erfolgte. Es ist daher wichtig, neben der Untersuchung ganzer Faunen, die uns die gesicherte Lage der Funde in der Zeit fixieren, auch die spezielle Evolution einzelner systematischer Einheiten in diesem stratigraphischen Rahmen zu untersuchen.

Evolutionsserien bzw. die Entstehung verschiedener ökologischer Anpassungs-Typen bei großen Pflanzenfressern sind schon seit langem bekannt und wurden neuerlich mit modernen Methoden revidiert (Rhinocerotiden und Proboscidea von ZEUNER, 1934, und ADAM, 1961, usw.; Cerviden von KAHLKE, 1956—1959), und die Evolution der wichtigsten Typen von Raubtieren wurde mit allometrischen Methoden untersucht (z. B. Ursiden und Hyäniden von KURTÉN, 1958, usw.). Diese Daten beziehen sich aber auf bereits ausgestorbene Formen oder auf jene, die in der Gegenwart schon nicht mehr in freier Wildbahn leben. Über kleinere Säuger aber, die noch heute auch in Europa unter mehr oder weniger natürlichen Umständen vorkommen und die fossil auch dank neuer Sammelmethode überall gesammelt werden können, wo größere Säuger vorzufinden sind, besitzen wir nur wenige Daten (Cricetinen von SCHAUB, 1930, und KRETZOI, 1941; Desmaninen von SCHREUDER, 1940).

Dieser Mangel an Kenntnissen über die kleineren Säuger kann teilweise dadurch erklärt werden, daß die Evolutionvorgänge bei den fragmentarischen Resten oft schwer erfaßbar sind und wir bei diesen kleinen Tieren vielfach nur auf die Bezahnung angewiesen sind, da die Extremitätsknochen bei ihnen meist sehr homogen zu sein scheinen. Dabei stammen die Kleinvertebraten-Faunen sozusagen ausschließlich aus einst zerfallenen Eulengewöllen, wo ein Skelett ein und desselben Tieres schwer zusammenzubringen ist.

In Kenntnis dieser Schwierigkeiten wurden in den vergangenen Jahren verschiedene Arten-Gruppen von Kleinsäugetern an alleinstehend gut stratifiziertem Material verschiedener Zeitspannen des Pleistozäns aus Ungarn untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen hier kurz bekanntgemacht werden.

Die stratigraphische Einordnung der Materialien wurde immer auf breiter Basis durchgeführt. Wo Groß-Säuger vorliegen, wurden diese intensiv geprüft und die gut bekannten Evolutionsstufen derselben (z. B. Bären, Hirsche usw.) in Betracht gezogen. Dabei wurde immer die prozentuale Zusammensetzung der Kleinsäuger sowie die artliche Zusammensetzung der niederen Vertebraten (Amphibien, Reptilien, Vögel) ebenfalls berücksichtigt. Endlich — und nicht zuletzt — ist die geologische Lage (Feinstratigraphie) der Sedimente und deren physikalische Zusammensetzung, eventuell auch andere organische Einschlüsse (z. B. Pflanzenreste, Schnecken usw.) wichtig. So

¹ Dr. h. c. ERNA MOHR zum 70. Geburtstag gewidmet.

vielseitige Untersuchungen sichern, daß wir uns in der Beurteilung der zeitlichen Reihenfolge wahrscheinlich nicht irren. Das sind also die Grundlagen der Untersuchungen, die uns zu der Behauptung ganz kleiner evolutiver Veränderungen führen. Ohne feinstratigraphische Untersuchungen wäre das nicht möglich (siehe die Ausführungen über die „Dominanzphasen“ von KRETZOI, 1956).

Bevor wir in Einzelheiten eingehen, soll bemerkt werden, daß in der oben erwähnten Hinsicht jede Art bzw. Artengruppe für sich untersucht werden muß. Einander ganz nahe stehende Arten verhalten sich — wie wir im weiteren sehen werden — in evolutiver Hinsicht oft ganz verschieden. Man kann in diesen Fällen behaupten, daß die durchgreifenden klimatischen Umwandlungen des Pleistozäns (die eigentlich ähnlich wirkten, wie die geographische Isolation) und die durch den Vorstoß der Eisdecke hervorgerufene Einengung der Areale der Populationen nur in jenen Fällen als Evolutionsfaktoren wirkten, wo die Art selbst „evolutionsfähig“ ist. Die Evolution geht in diesen Fällen — wie im allgemeinen — in zwei Richtungen vor sich: sie äußert sich einerseits in morphologischen Veränderungen und andererseits durch die Verschiebung der Masse (Variationsbreite) bzw. durch allometrische Umwandlungen.

In folgendem sollen zwei Beispiele von Evolutionsvorgängen bei Kleinsäugetern erörtert werden, bei denen diese Tatsache sich besonders klar äußert.

Das eine Beispiel wähle ich aus der Gruppe der Spitzmäuse (Soriciden). Die Soriciden sind allgemein auf Umweltfaktoren, wie klimatische Verhältnisse und dadurch Veränderungen der Insektenfauna, besonders empfindlich. Trotzdem kann man sagen, daß jede Gruppe sich in dieser Hinsicht anders verhält. Wie bekannt, fehlen in typischen glazialen Ablagerungen die weißzahnigen Spitzmäuse (Crocidae), während die rotzahnigen (Soricidae) ständig vorhanden sind. Es ist ganz natürlich, daß die letzten ebendeswegen für solche Untersuchungen besonders geeignet sind.

Wie STEHLIN (1940) zeigte, ist die Grundstruktur der Mandibel der Soriciden bereits im Oligozän — also etwa vor 50 Millionen Jahren — entstanden. Trotzdem finden wir bei einigen Gruppen der Gattung *Sorex* noch während der relativ kurzen Zeitspanne des Pleistozäns wesentliche Veränderungen in der Größe und in den Proportionen.

Fassen wir kurz die Verhältnisse bei zwei der heute in Europa weit verbreiteten rotzahnigen Spitzmäuse *Sorex minutus* und *S. araneus* zusammen, andere verwandte Formen jetzt außer acht lassend.

Sorex minutus ist eine der stabilsten Arten der pleistozänen Kleinsäugeter, was jene Tatsache am besten beweist, daß bis jetzt aus dem Pleistozän keine einzige fossile Art aus diesem Formenkreis beschrieben wurde (nur neuerdings aus dem Oberpliozän bzw. Ältestpleistozän neben dieser Art auch zwei kleinere *S. subminutus* Sulimski, 1962, und *S. praeminutus* Heller, 1963). Dabei erlebte die *Sorex-araneus*-Gruppe anscheinend im Pleistozän eine Phase der Zersplitterung (Radiation), da ein ganz ungewöhnlicher Formenreichtum auftritt. Bis jetzt wurden wenigstens fünf bis sieben paläontologische Arten aus dem Pleistozän aufgestellt, die in der Bezahnung morphologisch mit *S. araneus* identisch sind und gegenüber dieser Art nur geringe Größenverschiedenheiten aufweisen. Dieses verschiedene Verhalten kommt bei den heutigen Repräsentanten dieser zwei Formen auch zum Ausdruck. Nach der Literatur wurden auf dem überaus großen Verbreitungsgebiet nur 8 Rassen der Zwergspitzmaus und 10 bis 20 der Waldspitzmaus beschrieben. Die große Variabilität der letzten Art ruft eine fortwährende Verwirrung im rezenten System hervor.

Ohne auf den taxonomischen Wert der bis jetzt beschriebenen mittelgroßen pleistozänen *Sorex*-Arten einzugehen, soll auf Grund einiger neuer Beobachtungen kurz über die in größerer Zahl gesammelten Materialien von *Sorex* aus Ungarn berichtet werden. Die Beobachtungen versuchen zugleich in dieser nomenklatorischen Verwirrung etwas Ordnung zu schaffen. Nach verschiedenen Messungen an den Mandibeln mittelgroßer

Sorex-Formen, die im engen Raum (Karpatenbecken), aber in verschiedenen Zeitspannen lebten, konnte vom Altpleistozän an bis etwa zum vorletzten Glazial eine lineare Zunahme der Zahnreihenlänge beobachtet werden (s. Abb. 1). Dieses Merkmal stabilisiert sich aber vom vorletzten (Riss) Glazial bis zur Gegenwart in Mitteleuropa. Im ersten Augenblick konnte ich zwischen dem rezenten Material und dem aus dem Riss-Glazial keine nennenswerten Verschiedenheiten finden. Nach mehrfachem Messen der verschiedenen Teile des Unterkiefers stellte sich jedoch heraus, daß die Proportionen dieser zwei Formen statistisch gesichert abweichen. Um diese Formenveränderungen erfassen zu können, wurde ein einfaches Korrelationsdiagramm der Beziehung Coronoidfortsatz-Höhe/Backenzahnreihenlänge (M_1-M_3) zusammengestellt (Abb. 2). In diesem Diagramm bedeuten die schwarzen Punkte die Verhältnisse des rezenten *Sorex araneus* aus Ungarn, die Kreise diejenigen der Waldspitzmaus des vorletzten Glazials (aus der Felsnische Uppony und der Teufelshöhe bei Solymár). Proportionsunterschiede werden in dieser Darstellung auch deutlich gegenüber den fossilen Spitzmäusen. Weiterreichende Aussage — ob etwa hier eine artliche oder unterartliche Verschiedenheit vorliegt — läßt diese graphische Darstellung nicht zu; das hat aber in diesem Falle für uns keine besondere Bedeutung. In zoologischer Hinsicht kann eventuell von einer potentiellen Vorstufe einer Evolution gesprochen werden.

Wir können allerdings behaupten, daß durch diese Untersuchungen eine mathematisch erfaßbare Evolutionerscheinung vor unseren Augen liegt. Der genetische Zusammenhang zwischen diesen zwei Formen kann nicht bezweifelt werden. Hier stehen wir einer negativ allometrischen Umwandlung des aufsteigenden Astes der Mandibel gegenüber (im Sinne von RENSCH, 1959).

Der absolute Zeitablauf der allometrischen Veränderung der Mandibel der Waldspitzmaus ist im geologischen Sinne recht kurz. Nach astronomischen Rechnungen wäre diese Zeitspanne etwa 200 000—220 000 Jahre, die bisherigen C^{14} -Werte extrapolierend nur etwa 100 000 Jahre. Diese Zahlen sind zwar unsicher, sie können uns aber über die Größenordnung des Zeitablaufes dieses Geschehens orientieren.

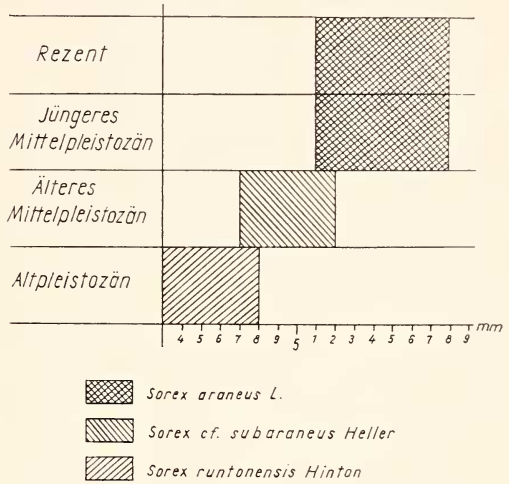


Abb. 1. Abänderung der Variationsbreiten der Zahnreihenlängen der größeren rotzahnigen Spitzmäuse im mitteleuropäischen Quartär

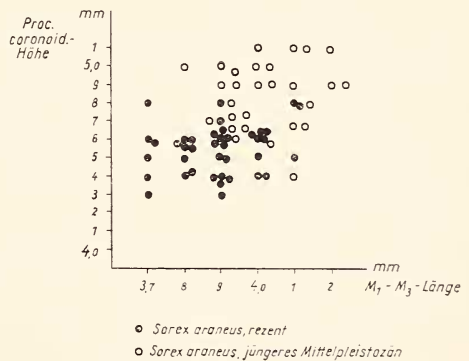
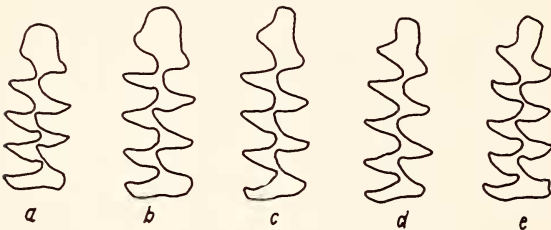


Abb. 2. Korrelationsdiagramm der Zahnreihenlänge/Processus coronoideus-Höhe der mittelpleistozänen und rezenten Waldspitzmäuse

Ein anderes Beispiel soll aus der Gruppe der Wühlmäuse gewählt werden. Wie bekannt, erscheinen die echten Arvicoliden erst an der Schwelle des Pleistozäns. Die Zersplitterung der meisten Formen sollte noch in diesen Zeiten erfolgt sein, da hauptsächlich das Aussterben einzelner Arten die verschiedenen Phasen des älteren Pleistozäns gut charakterisiert.

Betrachten wir hier wiederum ein Beispiel einer „Ahnenreihe“, die während des Pleistozäns entstand. Während die Arten von *Microtus* (im weiteren Sinne) vom Altpleistozän an ziemlich stabil zu sein scheinen, können wir bei der nahestehenden Gattung *Lagurus* eine relativ rasche Evolution beobachten. Diese Veränderungen sind an dem Ablauf der Schmelzschlingen des ersten unteren Molars (M_1) recht gut zu beobachten.



Ich konnte in einem ganz eng beschränkten Gebiet in Nordungarn (Bükk - Gebirge, etwa 50 km²) in den stratigraphisch gut charakterisierten Ablagerungen verschiedener Karstspalten und Höhlen drei Evolutionsphasen von *Lagurus* erfassen (JÁNOSY, 1962, siehe Abb. 3).

Abb. 3. Evolutionsreihe des ersten unteren Molars der Steppenlemminge (Genus *Lagurus*) im Pleistozän. a: Altpleistozän; b—d: Mittelpleistozän; e: Jungpleistozän bis Holozän

Die vordere Schlinge des Zahnes (M_1) ist bei der altpleistozänen Art (a) ganz einfach, lingual ohne Schmelzkante, und

die nächsten zwei Dreiecke sind zu einem „*Pitymys*-Rhombus“ verschmolzen. Bei den mittelpleistozänen Formen (b—d) beginnt die Entstehung einer inneren (lingualen) Kante der Vorderschleife, und der offene „*Pitymys*-Rhombus“ verschwindet allmählich. Bei der jung-mittelpleistozänen bzw. jungpleistozänen Form (e) ist die äußere (labile) Kante der Vorderklappe schon gut ausgebildet („*Microtus-arvalis*-Kappe“), und man findet keine Spur von einem „*Pitymys*-Rhombus“. Diese letztgenannte Art gleicht in der Bezahlung völlig der des heutigen asiatisch-osteuropäischen *Lagurus lagurus* Pallas.

Es soll dabei betont werden, daß die hier geschilderte Evolutionsreihe nicht durch eventuelle, vereinzelt auftretende Anomalien (STEIN, 1963) vorgetäuscht werden kann. Von der altpleistozänen Form liegen mehrere Hunderte von Exemplaren mit ziemlich großer Variabilität vor, und das gleiche bezieht sich auch auf das rezente Material. Einzelne morphologische Merkmale der Bezahlung der älteren Formen treten auch beim rezenten Material vereinzelt auf, jene Kombination der Form der Schmelzschlingen, die für die alt- bis mittelpleistozänen Formen typisch ist, konnte aber nie beobachtet werden. So kommt die altertümliche Form der Vorderschlinge des M_1 bei mittelasiatischen Populationen der Steppenlemminge in ziemlich hohem Prozentsatz vor, ein *Pitymys*-Rhombus tritt dabei nicht auf usw. (mündl. Mitt. von I. GROMOW, Leningrad).

Die Evolution der Steppenlemminge (*Lagurus*) erfolgte in zwei Etappen, von welchen die erste von KRETZOI (1956) untersucht wurde (vom Ältest- bis Altpleistozän). Die hier geschilderte zweite Etappe der Umwandlung dieser Form umfaßt eine wenigstens zweimal so lange Zeitspanne wie die früher erörterten allometrischen Veränderungen der Waldspitzmäuse (also etwa 200 000 bis 400 000 Jahre).

Die „Ahnenreihe“ der Steppenlemminge macht es sehr wahrscheinlich, daß das „*Pitymys*-Stadium“ bei Wühlmäusen allgemein als primitiver zu betrachten ist als das „*Microtus*-Stadium“.

Leider sind solch schöne Beispiele der Evolutionvorgänge große Raritäten; die Evolution kann derzeit in den meisten Fällen nicht mit so lückenlosen Reihen illustriert werden wie bei den soeben geschilderten Beispielen. Die Untersuchung von massenhaftem Material von immer neuen Fundstellen wird uns in dieser Hinsicht sicherlich mit ähnlichen Fällen bekannt machen.

Zusammenfassung

Der Autor macht zwei Beispiele von Evolutionvorgängen bei pleistozänen Kleinsäugetern bekannt. Bei den großen Waldspitzmäusen (Formenkreis *Sorex araneus*) kann zwischen den Mandibeln der spätmittelpleistozänen und der rezenten Form eine allometrische Differenz beobachtet werden, welche auch graphisch klar dargestellt werden kann. Die sukzessive Umwandlung der Schmelzschlingen des ersten unteren Molars der Steppenlemminge (Genus *Lagurus*) kann vom Altpleistozän bis heute gut nachgewiesen werden. Die Zeitdauer dieser Evolutionvorgänge umfaßt etwa 200 000 bis 400 000 Jahre.

Summary

The author is publishing two examples of the evolution of small mammals of the pleistocene period. Between the middle pleistocene examples and the recent species of the common shrew (*Sorex araneus*) at the mandible an allometrical difference can be observed, which is statistically well demonstrated. The gradual transformation of the enamel foldings of first lower molars at the steppe-vole (genus *Lagurus*) can be followed properly from the lower pleistocene till the present time. The duration of these evolutionary processes may be presumably 200 000 to 400 000 years.

Literatur

- ADAM, K. D. (1961): Die Bedeutung der pleistozänen Säugetier-Faunen Mitteleuropas für die Geschichte des Eiszeitalters; Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Nr. 78. pp. 1—34.
- HELLER, Fl. (1963): Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb; Neues Jb. Geol. Paläont., Abh. 118, 1, pp. 1—20.
- JÁNOSSY, D. (1962): Vorläufige Mitteilung über die mittelpleistozäne Vertebratenfauna der Tarkö-Felsnische (NO-Ungarn, Bükk-Gebirge); Ann. Hist., Natur. Mus. Nat. Hung., Budapest, 54. pp. 155—176.
- KAHLKE, H. D. (1956—1959): Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar. Akademie-Verlag, Berlin. Teil I—III.
- KRETZOI, M. (1941): Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Betfia bei Nagyvárad; Földtani Közlöny, Budapest, 71. H. 7—12. pp. 308—335.
- KRETZOI, M. (1956): Die altpleistozänen Wirbeltierfaunen des Villányer Gebirges; Geol. Hungarica, Ser. Plaeont., Fasc. 27, pp. 1—264.
- KURTÉN, B. (1958): The Bears and Hyaenas of Interglacials; Quaternaria, Roma, 4, pp. 69 bis 78.
- RENSCH, B. (1959): Die phylogenetische Abwandlung der Ontogenese; in: HEBERER, G.: Die Evolution der Organismen, 2. Aufl., Fischer, Stuttgart. pp. 103—130.
- SCHAUB, S. (1930): Quartäre und jungtertiäre Hamster; Abh. Schweiz. Palaeont. Ges. 49. pp. 1—49.
- SCHREUDER, A. (1940): A revision of the fossil water-moles (Desmaninae); Arch. Néerland. Zool. 4. 203. pp. 201—333.
- STEHLIN, H. G. (1940): Zur Stammesgeschichte der Soriciden; Eclogae Geol. Helv. 33. Nr. 2. pp. 298—306.
- STEIN, G. (1963): Anomalien der Zahnzahl und ihre geographische Variabilität bei Insectivoren: I. Maulwurf, *Talpa europae* L.; Mitt. Zool. Mus. Berlin, 39. pp. 223—240.
- SULIMSKI, A. (1962): Supplementary studies on the Insectivores from Węże 1. (Poland); Acta Pal. Polonica 7. 3—4. pp. 441—502.
- ZEUNER, F. E. (1934): Die Beziehungen zwischen Schädelformen und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern; Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., 34. pp. 21—80.

Anschrift des Verfassers: Dr. DÉNES JÁNOSSY, Geol.-Paläont. Abt. d. Naturwissenschaftl. Museums, Budapest VIII, Múzeum körút 14—16